

生体モデル膜のカオス的自励発振

著者	佐々木 直幸, 淵上 信子, 内藤 正美, 神原 武志
雑誌名	日本歯科大学紀要. 一般教育系
巻	28
ページ	15-30
発行年	1999-03-20
URL	http://doi.org/10.14983/00000496



生体モデル膜のカオスの自励発振

Chaotic Self-Sustained Oscillations of a Model Membrane System

歯学部	佐々木 直 幸
東京都立大学理学部物理	渕 上 信 子
日立製作所基礎研究所	内 藤 正 美
電気通信大学電子物性工学科	神 原 武 志

Naoyuki SASAKI

The Nippon Dental University, Fujimi, Chiyoda-ku, Tokyo 102, JAPAN

Nobuko FUCHIKAMI

Physics Laboratory, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University,
Hachioji, Tokyo 192-03, JAPAN

Masayoshi NAITO

Advanced Research Laboratory, Hitachi Ltd., Hatoyama, Saitama 350-03, JAPAN

Takeshi KAMBARA

Department of Applied Physics and Chemistry,
The University of Electro-Communications, Chofu, Tokyo 182, JAPAN

(1998 年 11 月 27 日 受理)

1. はじめに

生体系において、神経興奮現象が膜の内側と外側の Na^+ , K^+ , Cl^- 等のイオン濃度差によって駆動されていることはよく知られている¹。一方、生体膜の二分子構造を模したモデル膜においても、濃度勾配や直流電流印加など種々の条件下で、膜電位が振動することが最近多くの実験により示されている^{2,3}。ことに、濃度勾配下での自励発振は、特定のチャネル蛋白を持たない比較的単純な合成膜が⁴、イオン濃度の差のみによる電氣的興奮とい

う神経類似機能を持つことを意味する点で興味深い。

自励発振の振幅や周波数、波形は実験条件により様々で、周期的なものから概周期的、また明らかにカオス的な場合も報告されている⁴。我々はこのような自励発振現象を再現する簡単なモデルシステムを提案し、計算機シミュレーションを行った。系は倍周期分岐カオスや間欠性カオスへの転移を含む多彩な分岐構造を示す。ここではおもにカオスの運動に焦点をあてて報告する。

2. モデル

濃度の異なる2つの溶液層とこれらを仕切る膜（脂質二分子膜を想定）からなる図1のような1次元系を考え、 X^+ と Y^- という二種類のイオンの運動に注目する。陰イオン Y^- をあらわに含めることにより、イオン分布と電場をポワソン方程式を通じて整合的に関係づけることができる。この点がこのモデルの特徴である。溶液内および膜内のイオンの流れの駆動力としては、濃度勾配のみならず、電場によるドリフトの影響も考慮する。また、膜の表面でのイオンの出入りについて非線形性を仮定する。

イオン濃度は場所によって連続的に変化しているため、本来ならば無限自由度系であるが、ここでは近似的に、膜の状態を表面近傍の薄い面状の領域A、a、b、Bにおけるイオン濃度 X_μ/λ 、 Y_μ/λ ($\mu=A, a, b, B$; λ は面の厚さ)のみで記述する。膜に比べて電解質溶液の電気抵抗は十分に小さいので、膜表面の電荷は溶液中のイオンによって遮

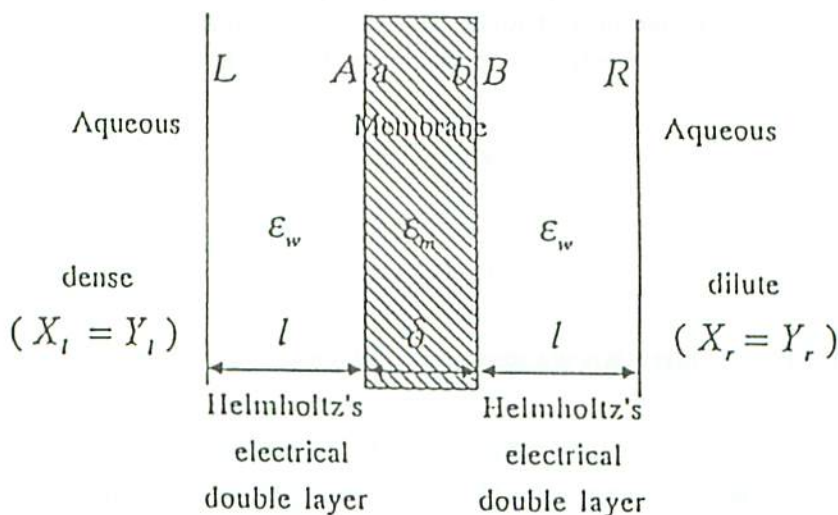


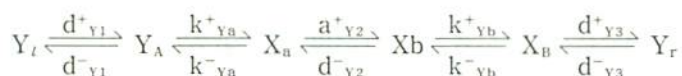
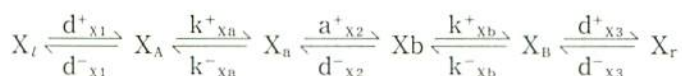
図1. モデル

蔽され、膜から十分遠方では至るところ電氣的に中性であるとしてよい。そこで、膜の両側に二つの面 L, R を考え、溶液中における電荷分布の不均一の影響を、これらの面上の電荷（面密度 $e\sigma_L$, $e\sigma_R$ ）のみで表すことにする。区間 $[L, R]$ 内の全電荷は運動のあいだ中ゼロである：

$$\sigma_L + \sigma_A + \sigma_a + \sigma_b + \sigma_B + \sigma_R = 0 \quad (1)$$

$$\sigma_\mu = X_\mu - Y_\mu, \quad (\mu = A, B); \quad \sigma_\mu = X_\mu - Y_\mu - \sigma_m \quad (\mu = a, b) \quad (2)$$

面電荷 σ_L と σ_A （および σ_R と σ_B ）は左側（および右側）のヘルムホルツ電気二重層⁵に対応する。固定電荷 σ_m は、溶液中では膜の極性基から陽イオンが解離して膜が負に帯電することを考慮したものである。イオンの運動の各プロセスは次のように表される：



溶液および膜内の速度定数 d を、電位差 φ によるドリフトの効果を含めて次の形で表す：

$$d^\pm \mu_i = d\mu_i (1 \pm e\beta\varphi_i/2), \quad (\mu = X, Y; i = 1, 2, 3) \quad (3)$$

$$\begin{cases} \varphi_1 = \varphi_L - \varphi_A = el\sigma_L/\epsilon_w \\ \varphi_2 = \varphi_a - \varphi_b = e\delta(\sigma_L + \sigma_A + \sigma_a)/\epsilon_w \\ \varphi_3 = \varphi_B - \varphi_R = -el\sigma_R/\epsilon_w \end{cases} \quad (4)$$

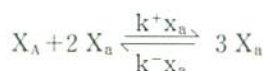
δ ：膜の厚さ； l ：ヘルムホルツ電気二重層の幅； λ ：面の厚さ

ϵ_w , ϵ_m ：水および膜の誘電率； e ：素電荷； $\beta = 1/k_B T$

電位差 $\varphi_A - \varphi_a$ ($\propto \lambda$) および $\varphi_b - \varphi_B$ ($\propto \lambda$) は $\lambda \ll \delta, l$ により無視できる。膜表面でのイオンの出入りについては次のような非線形性を仮定する：

$$k^\pm_{X\mu} = k^\pm_{X0} + k^\pm_{X2}(X_\mu)^2, \quad k^\pm_{Y\mu} = k^\pm_{Y0} + k^\pm_{Y2}(Y_\mu)^2, \quad (\mu = a, b) \quad (5)$$

第2項は3次の自己触媒的過程



に対応しており、この形は膜の自励発振についての Kawakubo のモデルでも用いられた⁵。

膜から十分遠方の溶液中のイオン濃度 $X_L (= Y_L)$, $X_R (= Y_R)$ を与えたときイオン分布お

よび電荷分布は次の時間発展方程式（連続の式）に従う：

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = I_{X,i} - I_{X,i+1}, \quad \frac{dx_{i+4}}{dt} = I_{Y,i} - I_{Y,i+1}, \quad (i=1, \dots, 4) \\ \frac{dx_9}{dt} = -I_{X,1} + I_{Y,1} (+I_0), \quad \frac{dx_{10}}{dt} = I_{X,5} - I_{Y,5} (-I_0) \end{cases} \quad (6)$$

$$(X_1, X_2, X_3, X_4, X_5, X_6, X_7, X_8, X_9, X_{10})$$

$$= (X_A, X_B, X_C, X_D, Y_A, Y_B, Y_C, Y_D, \sigma_L, \sigma_R)$$

ここで例えば

$$I_{X,1} = d^+_{X1} X_1 - d^-_{X1} X_A, \quad I_{X,2} = k^+_{XB} X_A - k^-_{XB} X_B, \text{ etc} \quad (7)$$

(eI_0 は外部電流)。ただし中性条件(1)式から、独立な方程式は9個であり、これらは(7), (3), (4), (2), (5)式を代入して次の形にまとめられる：

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x = (x_1, \dots, x_9) \quad (8)$$

正負イオンの運動は β を通じて結合している。 $\beta=0$ の場合はこれらは分離し、4変数(X_A, X_B, X_C, X_D)についての運動方程式は、Kawakuboのモデルで $\beta=0$ とした場合に一致する⁵。なお、方程式の形からパラメータについていくつかの縮尺則が成り立ち、例えばあるパラメータの組($X_L, X_r, \sigma_m, \beta, d, k$)について解 $x(t)$ が得られたとすれば、 α を定数として、これらを

$$X_{L,r} \rightarrow X_{L,r}/\alpha, \quad \sigma_m \rightarrow \sigma_m/\alpha, \quad \beta \rightarrow \alpha\beta,$$

$$k^+_{X2} \rightarrow \alpha^2 k^+_{X2}, \quad k^+_{Y2} \rightarrow \alpha^2 k^+_{Y2}, \quad (\text{残りの速度定数 } d, k \text{ は不変})$$

のように変換したときの解は $x(t)/\alpha$ で与えられる。以下の数値計算では、次の値を用いた：

$$(\delta, l, \lambda) \text{ in nm } (=10 \text{ \AA}) = (5, 10, 0.1),$$

$$(X_L, X_r, \sigma_m) \text{ in nm mM/L} = (3.5, 0.1, 1.0), \quad \epsilon_m = 0.4 \epsilon_w$$

3. 結 果

(3-1) 陽イオンについてのみ非線形性を仮定したとき、パラメータの適当な領域で、系は周期振動をする。振動するのは主として陽イオン濃度であるが、これに引きずられて陰イオンが弱い振動をする場合もある。

(3-2) 直流電流 I_0 を印加すると、振動の振幅は増大し、周期はわずかに短くなる。

(3-3) 陽イオンと陰イオンの両方に非線形性がある場合、二種類の振動は結合する。以

下ではことに断らない限り、陰イオンの膜内取り込みの速度定数 k^+_{y0} をコントロール・パラメータとし、残りのパラメータは次の値に固定した：

$$(d_{x1}, d_{x2}, d_{x3}, d_{y1}, d_{y2}, d_{y3}) \text{ in } s^{-1} = (0.2, 1.1, 2.0, 0.3, 1.5, 2.8),$$

$$(k^+_{x0}, k^-_{x0}, k^-_{y0}) \text{ in } s^{-1} = (0.13, 2.0, 2.8),$$

$$(k^+_{x2}, k^-_{x2}, k^+_{y2}, k^-_{y2}) \text{ in } s^{-1}(\text{nm mM/L})^{-2} = (2.6, 1.6, 3.7, 2.2)$$

$$\beta' = T_0/T = 0.5 (T_0 = 298 \text{ K})$$

倍周期分岐カオス

図2は区間 $0.127 < k^+_{y0} < 0.1302$ における分岐図である。縦軸は k^+_{y0} の値を決めたと

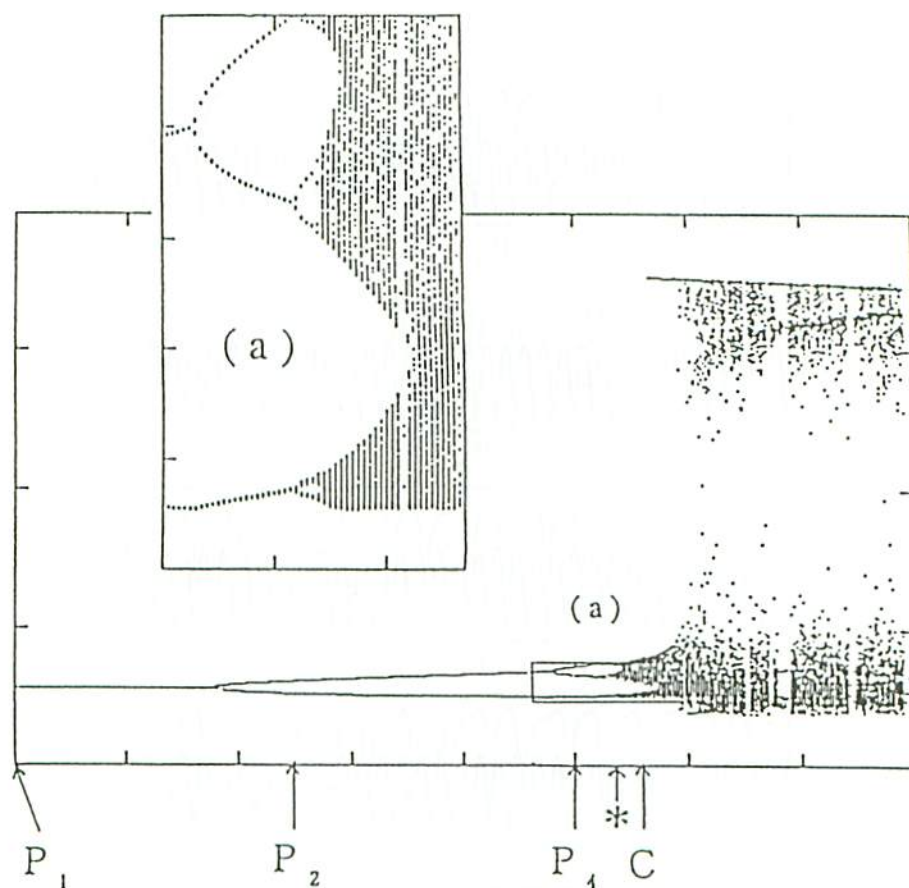


図2. 周期倍加カオスを含む分岐構造

横軸： $0.1270 < k^+_{y0} < 0.1302$ ；縦軸： $1.4 < Y_{A,min} < 2.9$

(a) 拡大図 横軸： $0.1288 < k^+_{y0} < 0.12938$ ；縦軸： $1.58 < Y_{A,min} < 1.68$

きに得られる時系列 $Y_A(t)$ の極小値 $Y_{A,\min}$ を表す。

$k^+_{Y_0} \sim 0.12915$ で周期倍化カスケードによるカオスへの転移が見られる。周期振動 P_1 ($k^+_{Y_0} = 0.127$), P_2 ($k^+_{Y_0} = 0.128$), P_4 ($k^+_{Y_0} = 0.129$), および、カオス振動 C ($k^+_{Y_0} = 0.12924$) におけるイオン濃度 X_A , Y_A の時間変化と、対応する位相空間 (X_A , Y_A) での軌道を図3, 4に示す。これらはいずれも初期状態

$$X_A = Y_A = X_i, X_B = Y_B = X_r, X_n = X_b = \sigma_m, Y_n = Y_b = 0$$

から出発して十分時間が経過してからのものである。

図5に21個のデータから計算したパワースペクトルを示す。 $P_1 \rightarrow P_2 \rightarrow P_4$ と周期倍化するにつれて、次々に低調波成分が現れている。

時系列 $Y_A(t)$ の n 番目と $n+1$ 番目の極小値 $Y_{A,n}$, $Y_{A,n+1}$ を横軸、縦軸にとってプロ

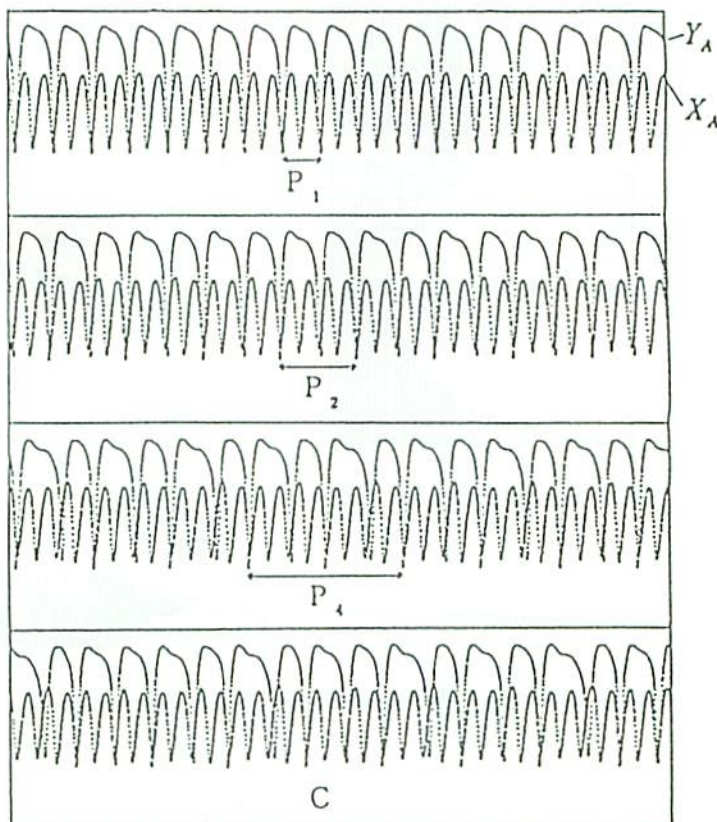


図3. X_A および Y_A の振動波形

横軸: $0 < t < 500$; 縦軸: $1.0 < (X_A, Y_A) < 3.2$, $P_1: k^+_{Y_0} = 0.127$, $P_2: k^+_{Y_0} = 0.128$, $P_4: k^+_{Y_0} = 0.129$, $C: k^+_{Y_0} = 0.12924$ 周期の長い方が $Y_A(t)$

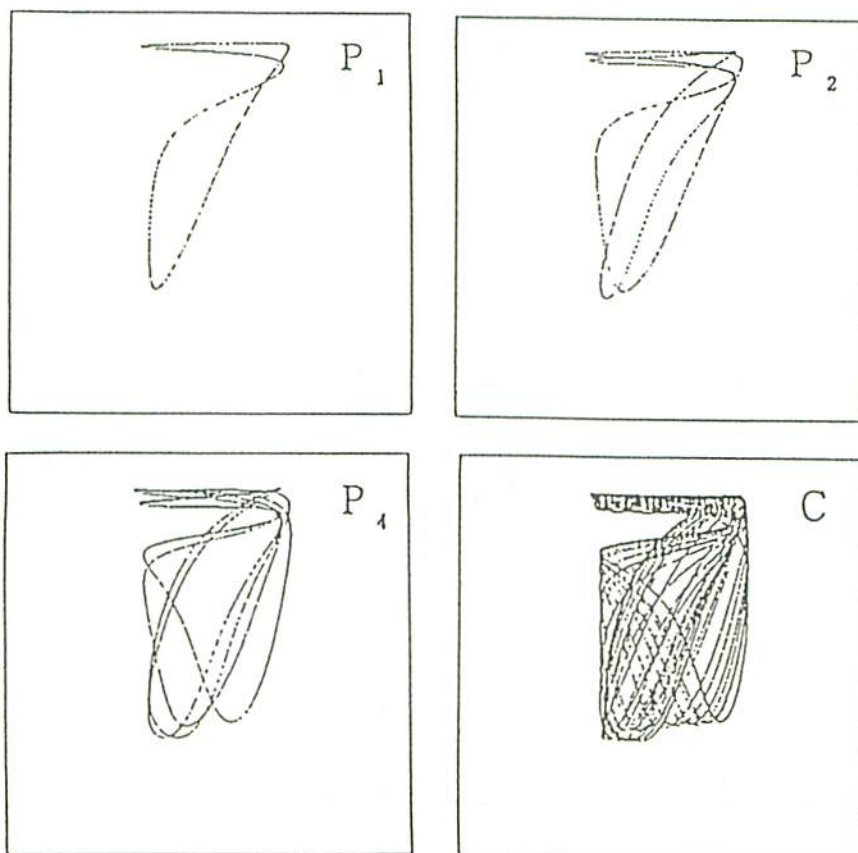


図4. 振動状態の位相空間での軌道
横軸： $1 < X_A < 3$ ； 縦軸： $1 < Y_A < 3$

ットしたリターン・マップ（ポアンカレ断面）を P_1 , P_2 , P_4 , P_8 ($k^+_{Y0}=0.12912$), P_{16} ($k^+_{Y0}=0.12913$), C について図6に示す。 C のリターン・マップから、このカオス・アトラクターの次元が2に近いことが伺える。

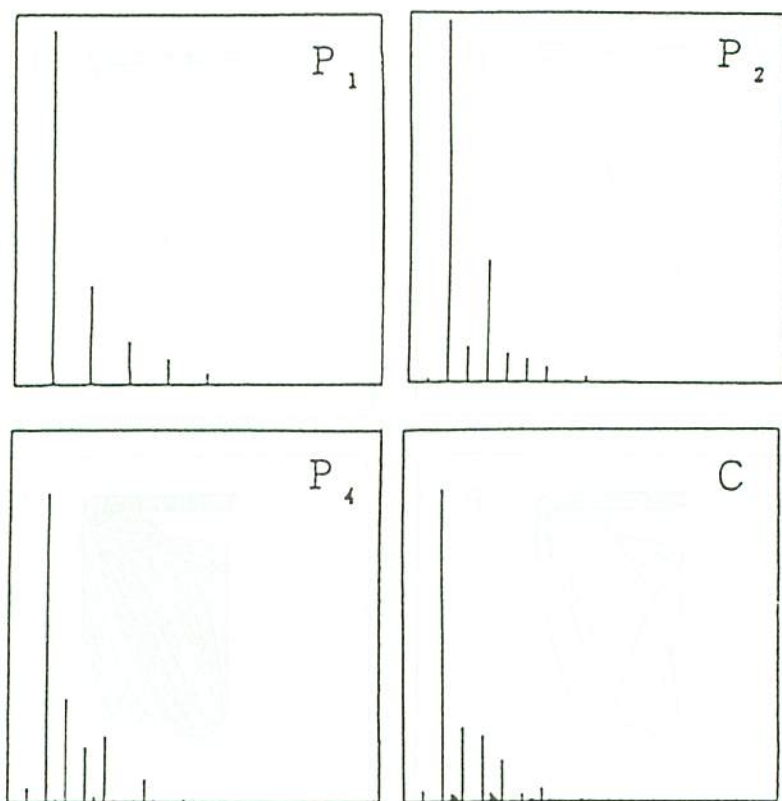
カオス・アトラクターの相関次元

ポアンカレ断面上のサンプル点を x_1, x_2, \dots, x_N とするとき、積分相関関数

$$C(r) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N^2} \sum_{i \neq j} \theta(r - |x_i - x_j|)$$

$$\theta(r) = 1 \ (r > 0), \ \theta(r) = 0 \ (r < 0)$$

と相関次元 ν は次の関係にある⁷⁾。

図5. $Y_A(t)$ のパワー・スペクトル

$$\lim_{r \rightarrow 0} C(r) \propto r^\nu$$

ここでは \mathbf{x} として9次元のベクトル $(X_A, X_a, X_b, X_B, Y_A, Y_a, Y_b, Y_B, \sigma_L)$ を用い、 $N=2000$ について $C(r)$ を計算し、 $\log r$ に対する $\log C(r)$ のプロットの区間 $0.003 < r < 0.03$ における傾きから ν を求めた。アルゴリズムは P_1, P_2, P_4, P_8 について $\nu = 0$ となることでチェックした。カオス領域におけるいくつかの点での ν の値を図7に示す。アトラクターの相関次元は $D = \nu + 1$ で与えられる。

間欠性カオス

区間 $0.135 < k^+_{y_0} < 0.139$ における分岐図を図8に示す。 $k^+_{y_0} \sim 0.1359$ (*印) と $k^+_{y_0} \sim 0.1377$ (+印) のあたりで転移がみられるが、これはサドル・ノード分岐であり、ヒステリシスはない。すなわち、パラメータを逆向きに变化させても同じ分岐図が得られる。周期振動 $P'(k^+_{y_0}=0.136)$ とカオス振動 $C'(k^+_{y_0}=0.1358)$ における膜電位 $\varphi_m = \varphi_1 + \varphi_2 +$

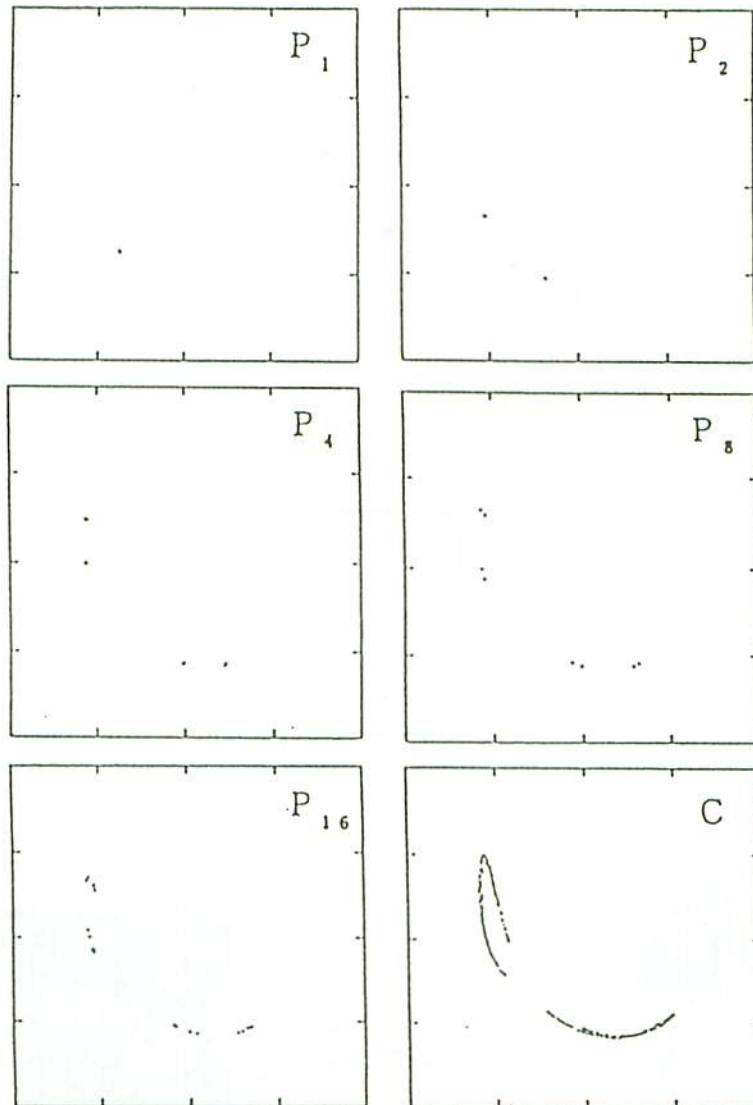


図6. Y_A のリターン・マップ (ポアンカレ断面): 極小値 $Y_{A,n} \rightarrow Y_{A,n+1}$ のプロット
 $P_8: k^+_{Y_0} = 0.12912$, $P_{16}: k^+_{Y_0} = 0.12913$ (P_1 , P_2 , P_4 , C のパラメータ値は図3を参照)

φ_3 の時間変化を図9に, C における φ_m の極小値のリターン・マップを図10に示す。 C は間欠性カオスである。

ヒステリシス

区間 $0.103 < k^+_{Y_0} < 0.127$ における分岐図を図11に示す。 $k^+_{Y_0} \sim 0.110$ (*印) の

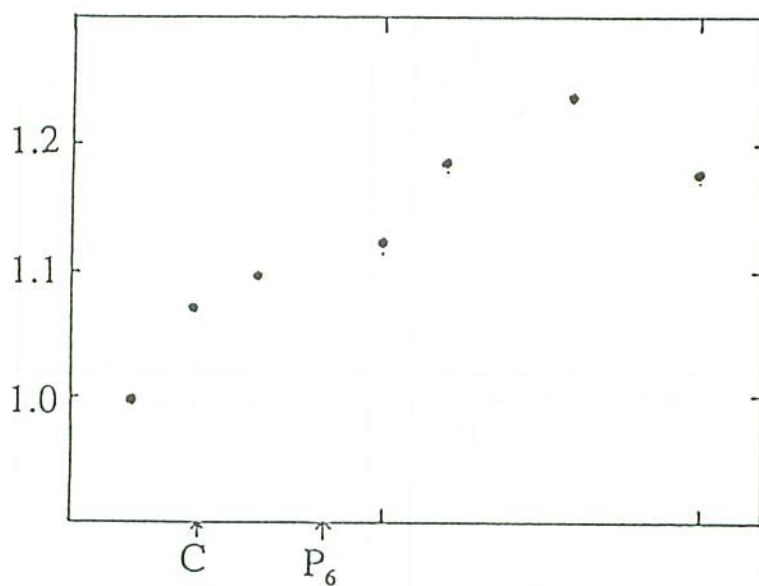


図7. ポアンカレ断面の相関次元 ν
 横軸: $0.12920 < k^*_{y0} < 0.19242$; 縦軸: $0.9 < \nu < 1.3$
 $P_6(k^*_{y0}=0.12928)$ は6周期点なので $\nu=0$

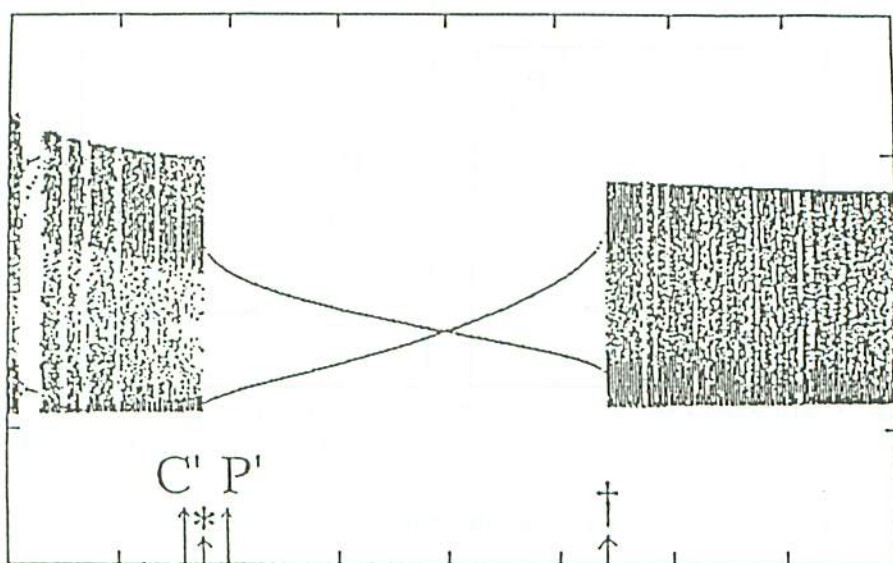


図8. 間欠性カオスを含む分岐構造
 横軸: $0.135 < k^*_{y0} < 0.139$; 縦軸: $1.55 < Y_{A,min} < 1.75$

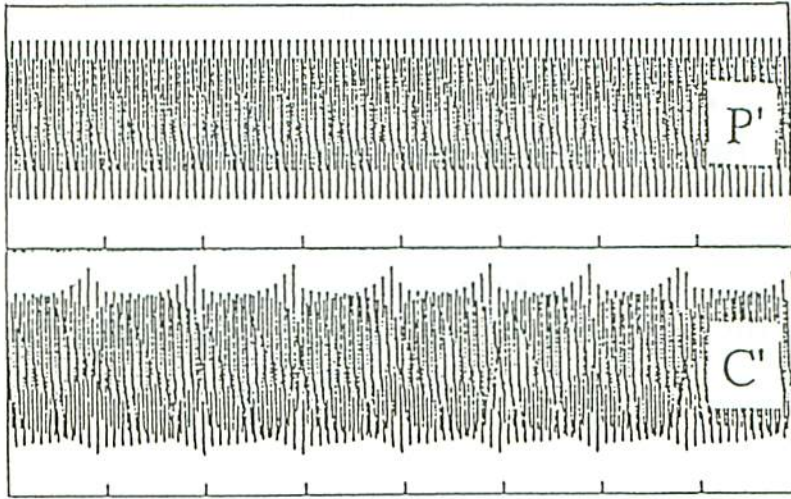


図 9. 膜電位 $\varphi_m = \varphi_1 + \varphi_2 + \varphi_3$ の振動波形
 横軸: $0 < t < 4000$; 縦軸: $-0.2 < e\beta\varphi_m < -0.1$
 P' : $k^+_{y0} = 0.136$; C' : $k^+_{y0} = 0.1358$

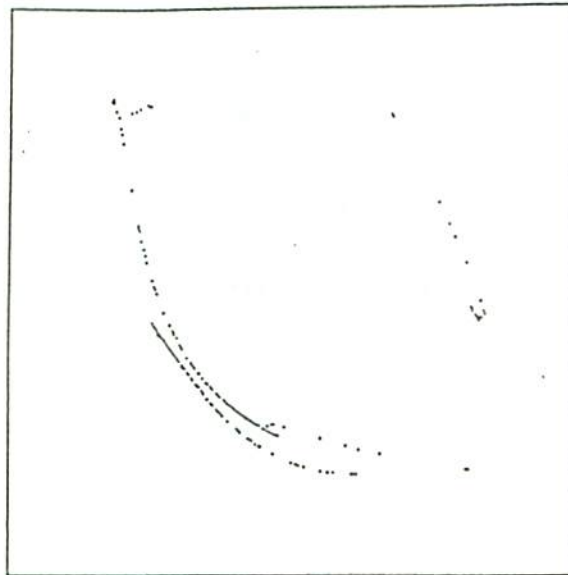


図 10. 間欠性カオス C' における φ_m のリターン・マップ:
 極小値 $\varphi_{m,n} \rightarrow \varphi_{m,n+1}$ のプロット

あたりで見られる二つの周期振動間の不連続転移 $P_a \leftrightarrow P_b$ はヒステリシスを伴う。図 11 は k^+_{y0} を左側から右側に増加させて得られたものであるが、逆に右側から減少させたときの分岐図はこれと完全には一致しない。

すなわち、区間 $0.1085 < k^+_{y0} < 0.1100$ では P_a と b が共に安定軌道として共存している。 $k^+_{y0} = 0.109$ で異なる初期条件から出発した二つの周期振動を図 12 に示す。なお、 $k^+_{y0} \sim 0.123$ (+印) の 3 周期振動からカオスへ至る分岐は、周期倍加によるものであり (図 11(a), (b)), この先、 n 周期振動の領域とカオスの領域が $P_n \rightarrow C \rightarrow P_{n+1} \rightarrow C$ のように交互に現れている。これは一種の periodic-chaotic transition sequence と考えられる。

概周期振動からのカオス

これまでは k^+_{y0} をコントロール・パラメータに選んだ。図 13 はこれを $k^+_{y0} = 0.12924$ に固定し、 β' を区間 $0.1 \leq \beta' \leq 0.9$ で変化させたものである。 $\beta' = 0$ のときの X の運動と Y の運動は独立であり、系全体では概周期振動になっている。 β' の小さな領域を拡大すると、初めのうちは概周期的であるが、あるところで周期振動が現れ (周波数固定)、やがてカオスに至る様子が見てとれる。

4. 考 察

図 11 や図 13 に見られるように、方程式 (8) の分岐構造は 3 変数や 4 変数などの場合に比べてかなり複雑である。これは自由度の多いことを反映していると思われる。だが基本的には、系は陽イオン系と陰イオン系という 2 種類の部分系が電氣的に結合したものと考えてよい。

振動が安定に存在するためには、時間発展方程式 $dx_i/dt = f_i(x)$ において $f_i(x)$ が少なくとも 3 次以上の非線形項、すなわち $-x_i^3$ に比例する項を含むことが必要である⁹。この非線形項は、膜表面でのイオンの出入りの速度定数が一定値でなく、イオン濃度に非線形に依存するという仮定によって取り入れられた。この点は直接実験により証明されていない。だが、Toko 等は、イオン濃度の変化により膜のキャパシタンスが急激に変化する機構を、同種の仮定によって概念的に説明している¹⁰。

振動の仕組みは定性的に次のように理解される：表面のイオン濃度が低い間は膜内の取り込みの速度が遅く、表面にはイオンがどんどんたまる。イオンがある程度たまってくると、膜内の取り込みの速度が急に早くなってイオンの流れも急に増大する。すると、表面

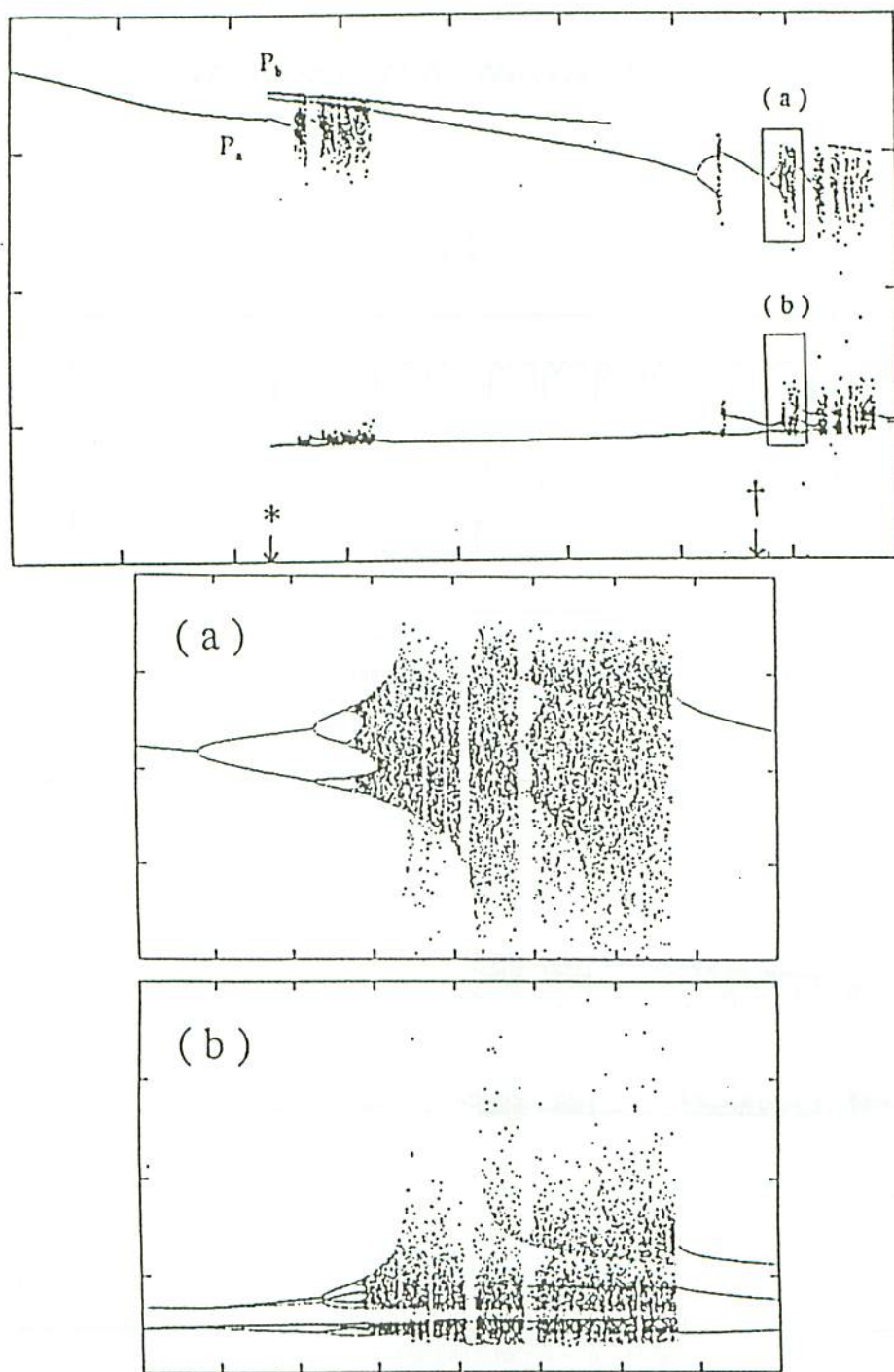


図 11. 不連続転移を含む分岐構造

横軸: $0.103 < k_{Y_0}^+ < 0.127$; 縦軸: $1.0 < Y_{A, \min} < 3.4$

(a) 拡大図. 横軸: $0.1234 < k_{Y_0}^+ < 0.1244$; 縦軸: $2.4 < Y_{A, \min} < 2.9$

(b) 拡大図. 横軸: $0.1234 < k_{Y_0}^+ < 0.1244$; 縦軸: $1.5 < Y_{A, \min} < 2.0$

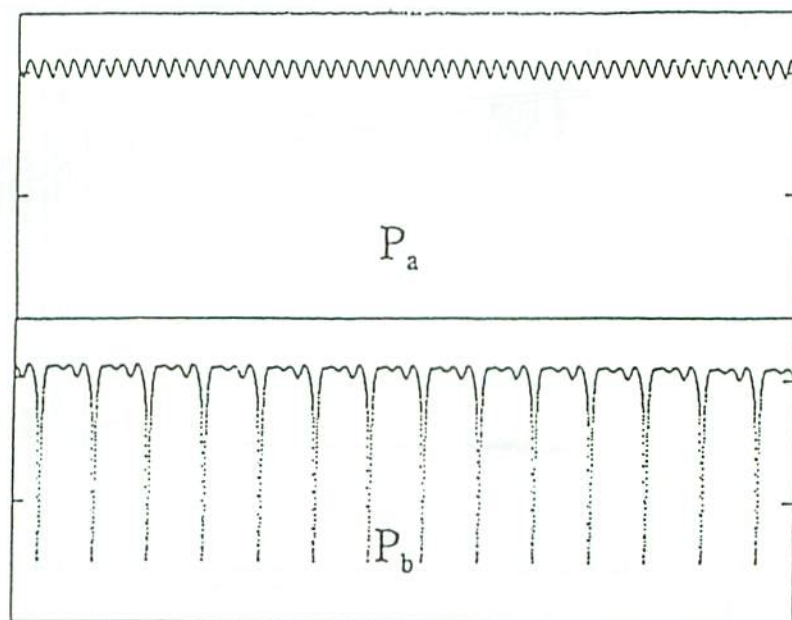


図 12. 共存する異なる周期振動

P_a, P_b 共に $k^+_{Y_0} = 0.109$, 横軸: $0 < t < 1000$; 縦軸: $1.0 < Y_A < 2.5$

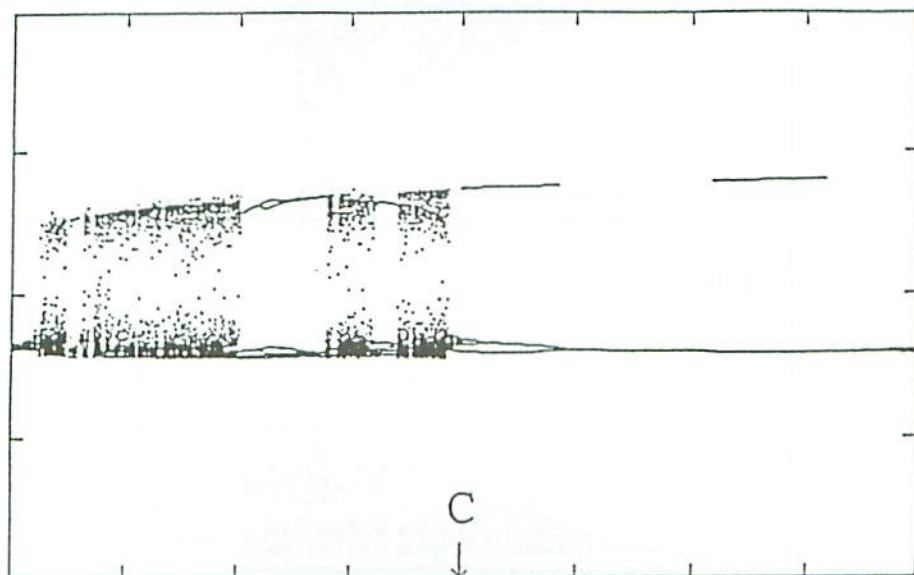


図 13. $\beta' \rightarrow 0$ で概周期振動に至る分岐構造

横軸: $0.1 \beta' < 0.9$; 縦軸: $0 < Y_{A, \min} < 4.0$, C 点は図 2 のそれと同じ

でのイオン濃度は一気に減少する。

振動はこのようなプロセスの繰り返しである。ただし、これだけでは高々周期的な振動しか得られない。カオスや概周期振動は今の場合、2組の系の振動が結合することによって実現されている。ここでは簡単のため陽イオン X と陰イオン Y を一種類ずつ考えた。モデルをより現実近づけるには (Na^+ と K^+ を想定して) さらにもう一種類の陽イオン X' を含めることが考えられる。モデルをこのように拡張することは容易であり、その場合も $\beta \rightarrow 0$ の極限で X, X' , Y の運動は完全に分離する。このとき二種類以上のイオンが振動していれば、系全体の運動は一般に概周期的であり、したがって β を有限にしたとき、カオスへの転移が可能となる。

5. むすび

我々は、自励発振する膜のモデルについて計算機シミュレーションを行い、カオスを含む種々の振動状態を得た。生体系の振動を記述するモデル方程式の代表例としては、ファン・デル・ポル振動子¹¹やホジキン-ハックスレイ方程式¹²などがあるが、それらは周期的に振動する外力のもとでカオスとなる^{13,14}。一方、我々が扱ったのは、一定の濃度勾配のみで駆動される自律系のカオスである。ここで扱ったような単純なモデルシステムの研究が、脳波など複雑な生物のカオスの振る舞いについて、そのメカニズムの基本的な部分の解明に役立つことを期待している。

参考文献

1. 松本元：「神経興奮の現象と実体」上、第4章（丸善、1981年）
2. K.Toko, K.Ryu, S.Ezaki and K.Yamafuji : J. Phys. Soc. Jpn.51, 3398(1982)
3. 林健司, 都甲潔, 山藤哲：物性研究 51, 614(1989)
4. 植村寿公, 石井淑夫：日本化学会第56回春期年会予稿集 p.460(1988年)
5. 花井哲也：「膜とイオン」第6章（化学同人、1978年）
6. T.Kawakubo : Biophys. Chem. 23, 229(1986)
7. P.Grassberger and I.Procaccia : Phys. Rev. Lett. 50, 346(1983)
8. J.S.Turner, J.C.Roux, W.D.McCormich and H.L.Swinney : Phys. Lett. 85 A, 9(1981)

9. G.Nicolis and I.Prigogine : Self - Organization in Nonequilibrium Systems, chap.3(Willey, New York, 1977)
10. K.Toko, J.Nitta and K.Yamafuji : J. Phys. Soc. Jpn. 50, 1343 (1981)
11. B. van der Pol and J. van der Mark : Phil. Mag. 6, 763(1928)
12. A.L.Hodgkin and A.F.Huxley : J. Physiol. 117, 500(1952)
13. F.A.Roberge, R.A.Nadeau and T.N.James : Cardiovasc. Res. 2, 19(1968)
14. K.Aihara, G.Matsumoto and Y.Ikegami : J theor. Biol. 109, 249(1984)